Microstructures des zones calcitiques et aragonitiques des rostres de *Goniocamax* (Cephalopoda, Belemnitida), du Turonien de Sibérie du Nord

Igor S. BARSKOV
Laboratory of Cephalopods, Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow V-321, 117647 (Russia)

Serguei I. KIYASHKO
Institute of Marine Biology, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041 (Russia)

Yannicke DAUPHIN & Alain DENIS
Laboratoire de Paléontologie, URA 723, Bât. 504, Université Paris XI, F-91405 Orsay cedex (France)

Barskov I. S., Kiyashko S. I., Dauphin Y. & Denis A. 1997. — Microstructures des zones calcitiques et aragonitiques des rostres de *Goniocamax* (Cephalopoda, Belemnitida), du Turonien de Sibérie du Nord. *Geodiversitas* 19 (4) : 669-680.

RÉSUMÉ

Des rostres de Belemnitida *Goniocamax* du Crétacé supérieur de Sibérie ont une composition mixte : la partie antérieure est aragonitique, la partie postérieure calcitique. Les microstructures sont mieux préservées dans les zones aragonitiques, mais la comparaison avec d'autres mollusques du même site montre que l'aragonite n'est pas exempte de diagenèse. D'un point de vue phylétique, il apparaît que les Belemnitida pouvaient mettre en place de l'aragonite dans leur rostre, comme les Sepiida et les Aulacocerida. Comme ces derniers, certaines zones présentent une structure complexe avec des secteurs radiaires. Le rostre des Belemnitida et le telum des Sepiida semblent donc homologues.

MOTS CLÉS
Cephalopoda,
Coleoidea,
microstructures,
rostres.

ABSTRACT

The posterior part of the rostra of *Goniocamax* (Belemnitida, Late Cretaceous, Siberia) is calcitic, the anterior part being aragonitic. Microstructures are best preserved in the aragonitic part of the rostra, but examination of other Molluscan shells from the same site shows that the aragonite is slightly altered by diagenetic changes. *Goniocamax* shows a complex structure with sectors in the aragonitic part, similar to those observed in Triassic *Aulacoceras* and Tertiary *Belopterina*. Thus the calcitic rostrum of Belemnitida and the aragonitic telum of Sepiida seem to be homologous.

KEY WORDS
Cephalopoda,
Coleoidea,
microstructures,
rostra.

INTRODUCTION

L'identification des homologies des différentes parties des coquilles des céphalopodes, caractère essentiel pour la phylogénie du groupe, a d'abord été fondée sur des critères comme les positions relatives des divers éléments (rostre, cloisons...), et leur morphologie. Puis ont été prises en compte la microstructure et la minéralogie. Il était alors admis qu'à l'exception des rostres de Belemnitida, tous les éléments coquilliers des céphalopodes actuels et fossiles étaient initialement aragonitiques. La nature minéralogique du rostre demeure très importante puisqu'une étude bibliographique montre que toutes les bélemnites dont le rostre contient de l'aragonite ont été exclues des Belemnitida, et que des ordres particuliers ont été créés pour ces taxons (Makowski 1952 ; Engeser & Reitner 1981, 1983 ; Reitner & Engeser 1982). Dans une seconde phase, l'hypothèse a été avancée que les rostres embryonaires et/ou juvéniles étaient en aragonite primaire, et les rostres adultes en calcite primaire (Bandel *et al.* 1984 ; Bandel & Kulicki 1988).

La description de rostres d'Aulacocerida calcitiques ou aragonitiques par Jeletzky (1966) n'a pas modifié cette conception puisque ces taxons ont été classés, notamment à cause de cette particularité minéralogique, dans un ordre séparé : les Aulacocerida. Cette conception d'un rostre en calcite primaire chez les « vraies » bélemnites, et d'un telum en aragonite primaire chez les Sepiida a conduit à considérer que ce « rostre » était apparu à plusieurs reprises au cours de l'évolution. Ceci ne représente d'ailleurs qu'une partie du problème posé par la reconnaissance des homologies entre les éléments coquillers des céphalopodes à coquille interne et ceux à coquille externe (*cf.* Dauphin 1984 : tableau 1).

L'hypothèse de l'origine primaire de la calcite des rostres repose notamment sur l'affirmation qu'une diagenèse aragonite-calcite détruit obligatoirement les structures initiales. Cependant, des cas de tests dont la microstructure est identifiable malgré des modifications minéralogiques sont connus dans divers groupes zoologiques (Grandjean *et al.* 1964 ; Land 1967 ; Voss-Foucart & Grégoire 1971). À l'inverse, une minéralogie stable ne garantit pas l'absence de modifications microstructurales (Srivastava 1975 ; Buchardt & Weiner 1981).

Un examen détaillé de la structure de rostres de divers Aulacocerida triasiques, certains aragonitiques, d'autres calcitiques, a confirmé que la diagenèse aragonite-calcite ne détruisait pas toutes les structures (Dauphin & Cuif 1980 ; Dauphin 1982, 1988). Un exemple similaire a été observé chez des *Belopterina* (Dauphin 1986a, 1988). Cependant, dans ces deux exemples, les rostres étaient soit aragonitiques, soit calcitiques. En outre, les aulacoceridés ne sont pas, selon certains auteurs (Jeletzky 1966), de « vraies » bélemnites (Belemnitida), et les *Belopterina* sont des Sepiida.

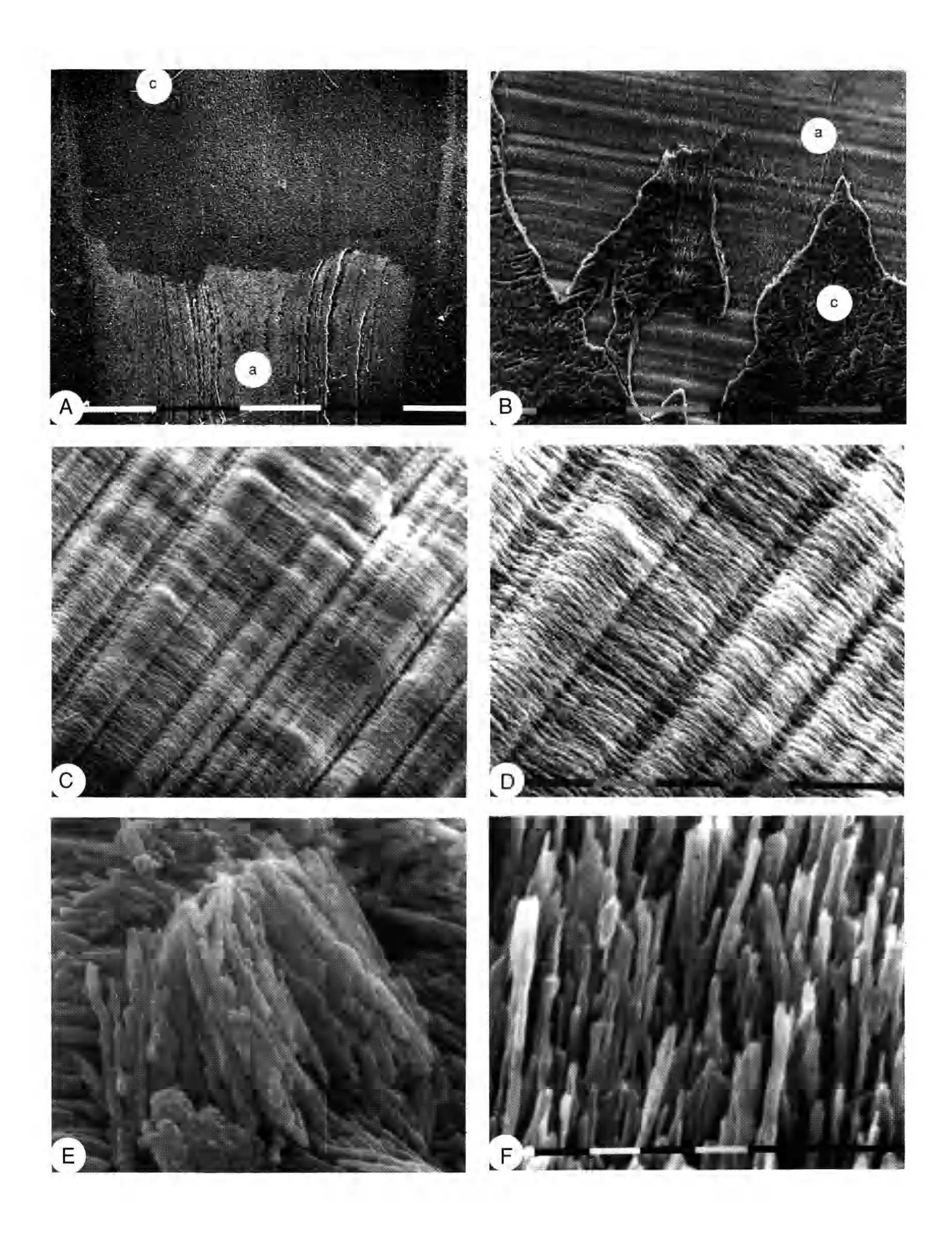
Les niveaux crétacés du nord de la Sibérie ont livré de « vraies » bélemnites dont une partie du rostre est aragonitique, l'autre étant calcitique. L'analyse microstructurale étant fondamentale dans la détermination de la composition initiale des coquilles, différents spécimens de bélemnites et d'autres mollusques en provenance du site sibérien sont étudiés de ce point de vue.

TRAVAUX ANTÉRIEURS

Les nodules contiennent des bélemnites (*Goniocamax*), mais aussi d'autres fragments de mollusques, les plus abondants étant des inocerames, des tests de gastéropodes et d'ammonites (*Placenticeras*, *Scaphites*) (Teys *et al.* 1978 ; Naydin *et al.* 1987).

La composition minéralogique des rostres de *Goniocamax* et des autres mollusques a été déterminée aux RX (Teys *et al.* 1978 ; Naydin *et al.* 1987). Les parties antérieures du rostre sont ara-

FIG. 1. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, coupe longitudinale polie montrant la zone aragonitique (a) avec les stries de croissance conservées, et la zone calcitique (c) avec un diamètre supérieur. Acide acétique 5 %, 15 s. Échelle : × 14. **B**, coupe transversale polie montrant une zone de « passage » aragonite (a)-calcite (c). Les stries de croissance sont visibles dans la zone aragonitique. H_3PO_4 10 %. Échelle : × 143. **C**, coupe transversale, couches de croissance dans une zone aragonitique. Même spécimen que **B**. H_3PO_4 10 %, 5 s. Échelle : × 545. **D**, détail de la précédente. Échelle : × 1090. **E**, coupe longitudinale de la partie postérieure, détail de la morphologie des fibres d'aragonite, peu solidaires les unes des autres. Même spécimen que **A**. Échelle : × 8000. **F**, autre aspect des fibres aragonitiques du rostre. Même spécimen que **B**. H_3PO_4 10 %, 5 s. Échelle : × 8800.


c
a
A
a
c
B
C
D
E
F

gonitiques, les parties postérieures étant translucides et calcitiques.
D'après leur composition isotopique en ^{18}O, les fossiles de ce site peuvent être séparés en deux groupes : les bélemnites et les bivalves (sauf les inocérames) ont les valeurs les plus élevées, les gastéropodes et les inocérames étant appauvris (Teys *et al.* 1978). Les valeurs du $\delta^{13}C$ des inocérames, des *Placenticeras* et des bélemnites sont généralement positives. Chez *Goniocamax*, les compositions des zones calcitiques et aragonitiques diffèrent en ce qui concerne le ^{13}C, mais sont similaires pour le ^{18}O. La calcite de remplissage des loges des coquilles d'ammonites du même site, dont l'aspect est similaire à celui de la calcite des rostres de *Goniocamax*, a des valeurs isotopiques très différentes pour le ^{13}C (Naydin *et al.* 1986, 1987). Les zones calcitiques ont des valeurs ^{13}C intermédiaires entre l'aragonite des rostres et la calcite secondaire de remplissage des loges d'ammonites (Naydin *et al.* 1987).

MATÉRIELS ET MÉTHODES D'ÉTUDE

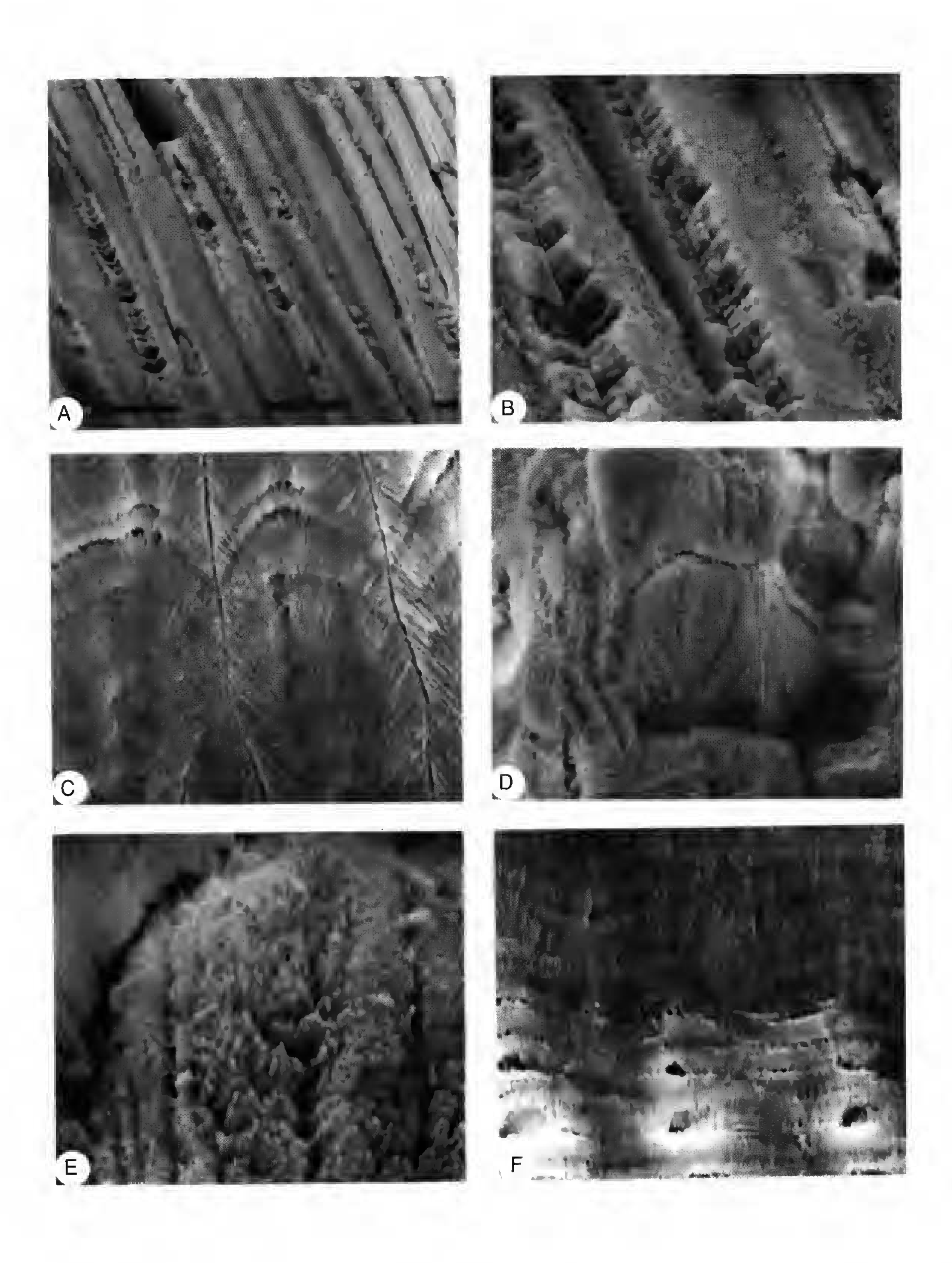
Matériel

Les bélemnites attribuées au genre *Goniocamax*, proviennent de nodules calcaires du Turonien de la Sibérie du Nord (rivière Piasina, péninsule du Taymyr occidental, Teys *et al.* 1978). Cinq fragments, dont un comporte le phragmocône, ont été étudiés. Ces fragments sont de faibles dimensions puisque le diamètre maximal est inférieur à 1 cm, et la longueur maximale disponible pour les observations n'atteint que 2 cm.
La validité du genre *Goniocamax* a été contestée par certains auteurs (Ernst & Schulz 1974 ; Christensen 1982). Les spécimens étudiés, déjà sciés en deux parties (l'une d'elles ayant été utilisée pour des études isotopiques, *cf.* Travaux antérieurs), sont enrobés dans le sédiment. Compte tenu de leur petite taille et de leur fragilité, ils n'ont pu être dégagés de la gangue afin d'observer la morphologie externe du rostre. Ces échantillons ne permettent donc pas d'observer les paramètres nécessaires à une étude morphologique détaillée qui pourrait être à la base d'une discussion systématique : ornementation externe (présence et disposition de sillons sur le rostre), forme de l'alvéole, aplatissement de l'alvéole... Aucune donnée nouvelle ne pouvant être apportée en faveur de l'une ou l'autre proposition systématique existante, le terme *Goniocamax* sera utilisé dans ce texte, afin de respecter une certaine homogénéité avec les travaux déjà publiés sur les bélemnites de ce site attribuées à ce « genre ».

Méthodes d'étude

Des sections longitudinales ont été polies avec des pâtes diamantées de plus en plus fines. Le traitement mettant en évidence les microstructures a été modulé selon les spécimens. En effet, les comportements de la calcite et de l'aragonite biogéniques pendant une attaque acide diffèrent. Par exemple, sur une coquille comportant une couche prismatique calcitique et une couche nacrée aragonitique, il est nécessaire de faire deux préparations successives pour observer convenablement l'ultrastructure des deux couches. La nacre est trop attaquée lorsque les structures prismatiques apparaissent clairement ; à l'inverse, les structures calcitiques ne sont pas assez attaquées lorsque la nacre est bien préparée. Dans la mesure où les zones calcitiques et aragonitiques des rostres étaient identifiables après le polissage, les surfaces polies ont été attaquées au H_3PO_4 dilué à 10 % ou à l'acide formique à 5 % pour des durées de 5 à 20 secondes pour les zones aragonitiques, de 35 à 60 secondes pour les zones calcitiques. Les autres mollusques ont été étudiés sur des fractures ou des surfaces naturelles, sans polissage. Afin de rafraîchir et de nettoyer les surfaces, une très faible attaque acide (acide for-

Fig. 2. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, cassure longitudinale d'une zone aragonitique montrant les secteurs longitudinaux régulièrement parallèles. Acide formique 5 %, 15 s. Échelle : × 143. **B**, détail de la précédente, montrant l'affrontement des fibres le long des limites des secteurs longitudinaux. Échelle : × 570. **C**, coupe transversale polie montrant les stries de croissance curvilignes et la disposition radiaire des fibres dans un secteur. Comparer avec Dauphin & Cuif (1980 : pl. 2 fig. 7, pl. 9 figs 2, 3). Même spécimen que **A**. Échelle : × 545. **D**, cassure tangentielle à la surface du rostre dans la zone des secteurs longitudinaux. Ceux-ci sont composés d'éléments plus petits. Comparer avec Dauphin (1986 : fig. 4). Même spécimen que **A**. Échelle : × 525. **E**, détail de la précédente. Échelle : × 2110. **F**, coupe transversale montrant la disparition progressive des secteurs. Acide formique 5 %, 5 s. Échelle : × 570.


A
B
C
D
E
F

mique 1 %, 20 secondes) a été réalisée. Les échantillons ont été métallisés à l'or palladium, et observés au microscope électronique à balayage SEM 505 Philips (URA 723 du CNRS).

OBSERVATIONS : *Goniocamax*

Sur une coupe longitudinale donnée, la zone calcitique du rostre a un diamètre supérieur à celui de la zone aragonitique (Fig. 1A). La zone calcitique est toujours postérieure, la zone aragonitique, antérieure, mais la limite est brutale, souvent perpendiculaire à l'axe longitudinal. Elle ne suit pas les lignes de croissance du rostre. Ces lignes de croissance, généralement visibles dans la zone aragonitique, disparaissent le plus souvent dans la zone calcitique (Fig. 1A, B).

Les zones aragonitiques

Les zones de croissance des parties aragonitiques ont des épaisseurs variables (Fig. 1C, D). Elles sont marquées par des alternances de couches en creux et en relief, celles-ci étant souvent plus épaisses. Une couche épaisse peut d'ailleurs se subdiviser. Aucune couche calcitique intermédiaire n'apparaît. Les fibres aragonitiques sont fines (diamètre inférieur à 0,50 µm, Fig. 1E, F). L'un des fragments comporte la zone alvéolaire dépourvue de phragmocône. La surface interne du rostre, aragonitique, est donc visible. Cette surface est ondulée et divisée en bandes longitudinales régulières (Fig. 2A, B). En coupe transversale, ces bandes forment des secteurs (Fig. 2C), dans lesquels les lignes de croissance curvilignes sont visibles. L'abrasion de la surface externe d'une bande parallèlement à l'axe longitudinal du rostre montre que ces bandes se subdivisent (Fig. 2D, E).

L'épaisseur de la zone à secteurs est difficile à préciser, à cause des changements d'aspect entre les zones calcitiques et les zones aragonitiques. Toutefois, le décapage naturel des couches internes du rostre autour de la zone alvéolaire montre que ces secteurs s'atténuent progressivement et qu'ils n'atteignent pas la périphérie. Cette transition n'est cependant pas toujours régulière (Figs 2F, 3A, B), comme le montrent certaines coupes transversales dans la zone alvéolaire.

Les zones calcitiques

Le passage aragonite-calcite est toujours brutal (Figs 1A, B, 3A-C) et de géométrie variable. On n'observe pas de structure calcitique qui aurait conservé une structure en secteurs. La calcite apparaît généralement juxtaposée, plaquée sur l'aragonite (Fig. 3C, D), sans transition, et la limite ne suit pas une structure biologique (les lignes de croissance par exemple).

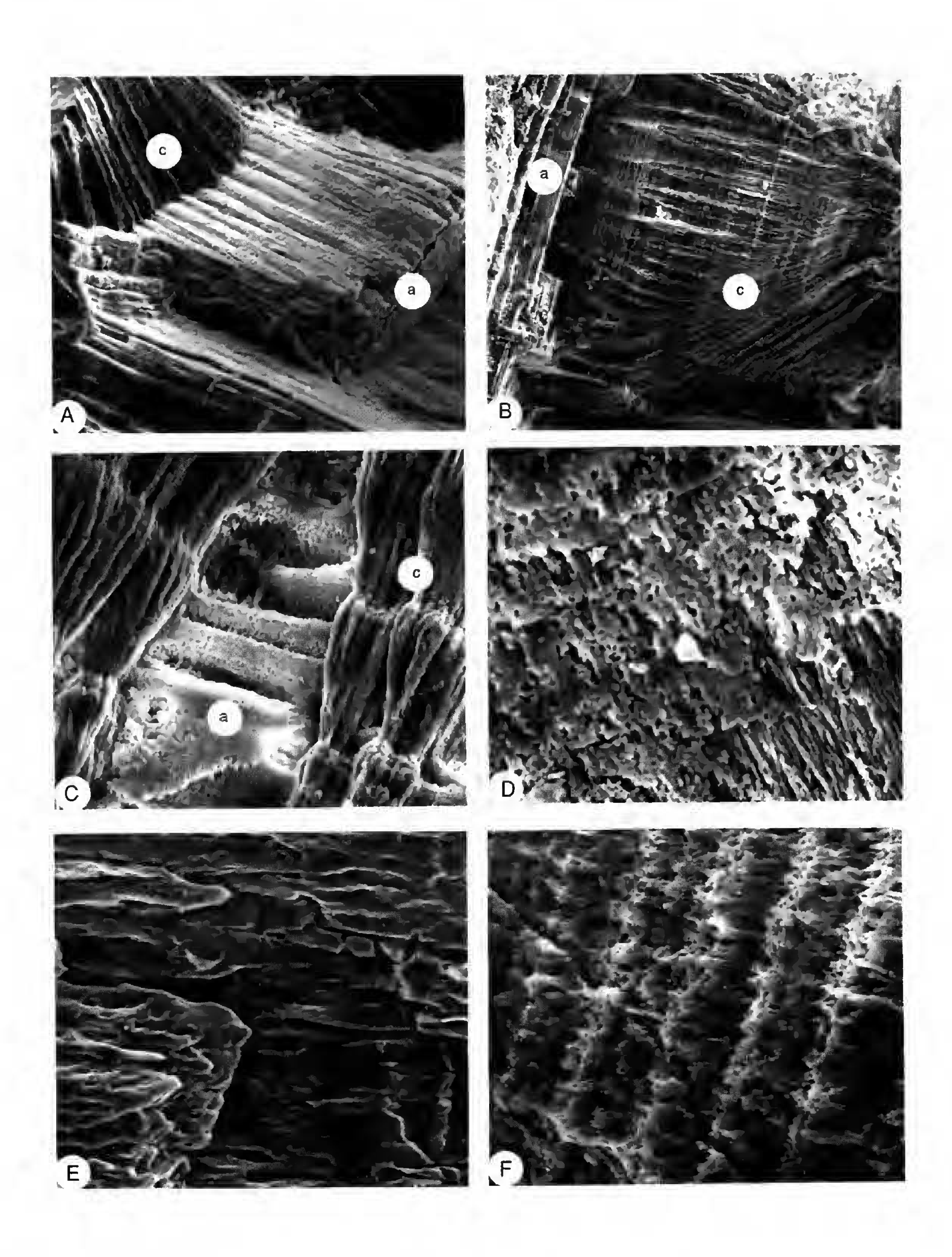
Les stries de croissance tendent à disparaître dans les zones calcitiques (Fig. 3E), mais elles subsistent parfois (Fig. 3F). Par contre, les mâcles deviennent visibles. Les prismes calcitiques sont beaucoup plus gros que les prismes aragonitiques, y compris dans les zones où les stries de croissance sont conservées, et leur aspect est similaire à celui des rostres des bélemnites entièrement calcitiques (Fig. 3E).

Autres mollusques

Inocérames

Seule la couche nacrée des inocérames a pu être observée, la couche prismatique externe étant totalement absente. La structure de la nacre est plus aisément identifiable en coupe verticale que sur les surfaces tangentielles. Son état de conservation varie beaucoup à l'intérieur d'un spécimen donné. Les tablettes de nacre sont localement traversées par une couche prismatique d'une épaisseur d'environ 35 µm. Cette couche prismatique présente des zones dans lesquelles des cristaux assez fins coexistent avec des cristaux de forme irrégulière, manifestement recristallisés. La nacre située de part et d'autre de cette couche prismatique (myostracum ?) est assez mal conservée (Fig. 4A).

Fig. 3. — Structure du rostre de *Goniocamax*. **A**, cassure du rostre montrant une zone aragonitique avec des secteurs longitudinaux (**a**) et une zone probablement calcitique (**c**). Même spécimen que figure 2F. Échelle : × 75. **B**, zone sans secteurs (calcitique ? **c**) avec des lignes de croissance conservées, s'appuyant sur une zone aragonitique (**a**). H_3PO_4 10 %, entre 7 et 25 s. Échelle : × 40. **C**, cassure montrant un autre type de relation topographique entre les zones calcitiques (**c**) et aragonitiques (**a**), ainsi que leurs différences microstructurales. Même spécimen que **B**. Échelle : × 340. **D**, coupe transversale montrant la calcite sans stries de croissance recouvrant les fibres aragonitiques. Même spécimen que figure 2F. Échelle : × 230. **E**, coupe transversale montrant de gros prismes calcitiques dont l'aspect est similaire à ceux des rostres de bélemnites entièrement calcitiques. Même spécimen que figure 1B. Échelle : × 285. **F**, zone calcitique dans laquelle les stries de croissance sont conservées. Détail de **B**. Échelle : × 610.


c
a
A
a
c
B
c
a
C
D
E
F

Gastéropodes
Les gastéropodes sont très altérés, et une grande épaisseur de la coquille a été détruite. Localement, la structure lamellaire croisée aragonitique est identifiable, bien que nettement diagénisée. Les unités de premier et de deuxième ordre sont parfois conservées (Fig. 4B), mais les cristaux composant ces unités sont disjoints et ont perdu leur orientation régulière initiale (Fig. 4C). Aucune autre structure n'a été identifée.

Ammonites
La structure la plus fréquente dans les fragments d'ammonites est la couche nacrée. Celle-ci est plus ou moins bien conservée, mais elle n'est jamais intacte. Sur les coupes verticales, la superposition des tablettes en piles, typique des céphalopodes et des gastéropodes, est localement visible (Fig. 4D). Les tablettes de nacre ont parfois tendance à fusionner. Une autre modification aboutit à simuler, à faible grandissement, une structure lamellaire-croisée et le litage régulier des tablettes est presque invisible (Fig. 4E). Sur les coupes tangentielles (parallèles à la surface des tablettes), la structure nacrée n'est pas toujours identifiable.
L'épaisse couche nacrée (66 µm) est recouverte de deux couches prismatiques, d'épaisseur inégale. La couche la plus épaisse (50 µm) montre des traces de diagenèse et est localement divisée en deux niveaux. Le plus interne (côté nacre), épais de 32 µm environ, est composé de prismes ou fibres probablement aragonitiques d'environ 3 µm de diamètre (Fig. 4F). Le niveau externe (côté remplissage des loges) est épais de 18 µm. On y reconnaît les « gros » prismes du niveau interne, mais subdivisés en de très fines aiguilles dont le grand axe est parallèle à celui des prismes.

DISCUSSION

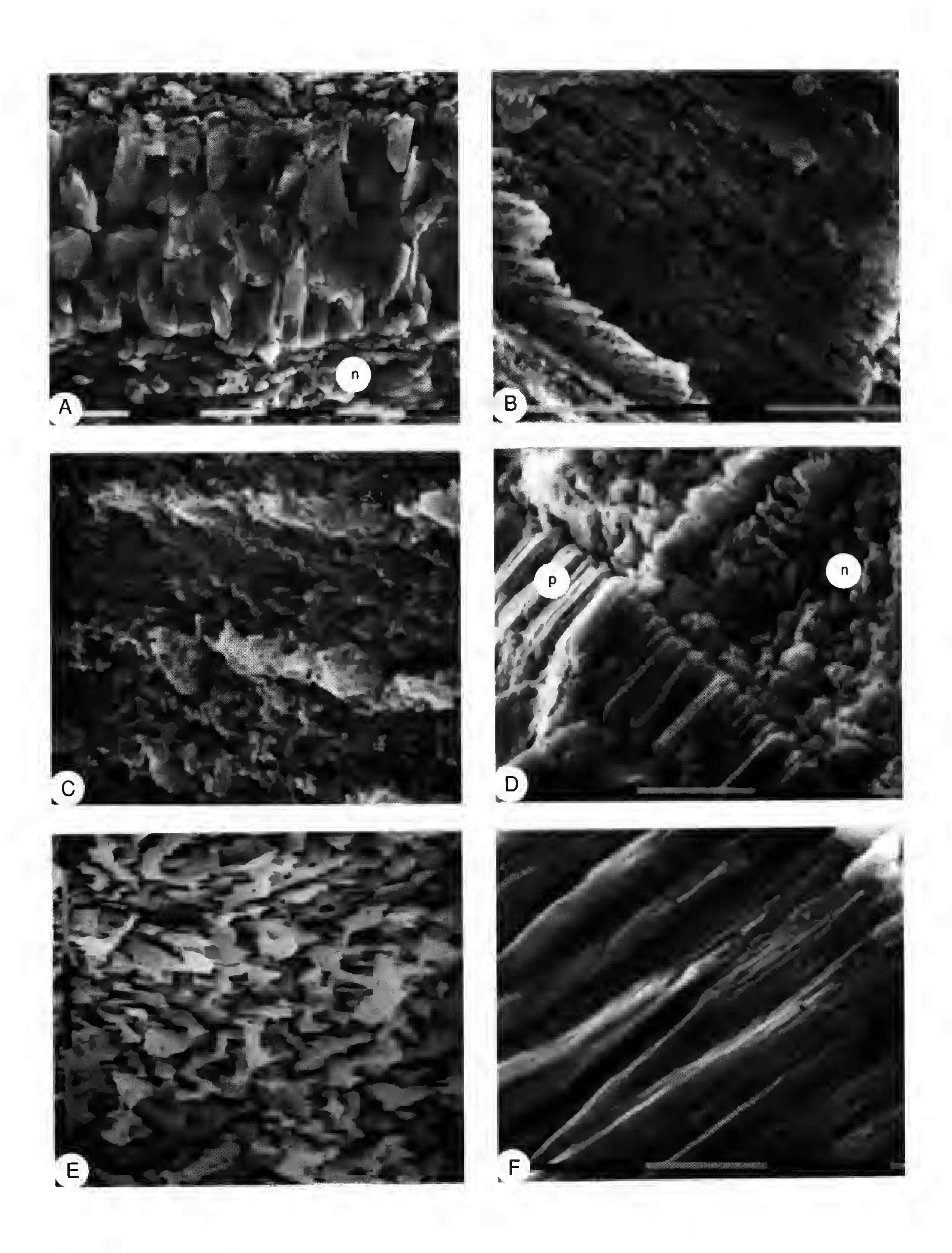
Structure du rostre de *Goniocamax*

L'existence de secteurs est assez répandue dans les rostres de céphalopodes coléoïdes, puisqu'elle a été décrite dans des taxons aussi variés que les Aulacoceratida et des Sepiida. Cependant, une différence majeure existe. Chez les Aulacocerida (*Prographularia*, *Atractites*, *Aulacoceras*), la zone post-alvéolaire commence par des couches régulièrement concentriques, qui se modifient progressivement pour constituer des secteurs dans la partie externe (Dauphin & Cuif 1980 ; Dauphin 1982). Dans la zone alvéolaire, les secteurs s'appuient directement sur le phragmocône, et persistent jusqu'à la périphérie du rostre. Dans les Sepiida du Tertiaire (*Belosepia*, *Beloptera*, *Belopterina* et *Vasseuria*), les couches du rostre sont d'abord concentriques, puis évoluent en secteurs plus ou moins bien formés (Dauphin 1984, 1985, 1986a, b). Chez *Goniocamax*, les secteurs s'appuient directement sur le phragmocône, puis s'estompent et disparaissent. L'évolution est donc inversée. Ces secteurs ont une structure voisine de celle décrite chez les *Aulacoceras* du Trias (Dauphin & Cuif 1980), ou chez *Belopterina* (Dauphin 1986a). Toutefois, alors que chez *Belopterina* les secteurs sont agencés en replis très complexes donnant des motifs en « feuilles de chêne », chez *Goniocamax* ils demeurent rectilignes, parallèles à l'axe longitudinal du rostre (Fig. 2A, B).

Présence simultanée de calcite et d'aragonite

La présence simultanée de calcite et d'aragonite dans les rostres de céphalopodes est assez rare. Il s'agit le plus souvent d'alternances de couches calcitiques et aragonitiques, ou d'un rostre primordial en aragonite suivi d'un rostre adulte en calcite (*cf.* Introduction). Dans les divers spécimens de *Goniocamax* examinés, il n'y a pas d'alternance : la zone aragonitique ne montre pas de fines couches calcitiques qui auraient pu rem-

Fig. 4. — Microstructures aragonitiques d'autres mollusques. **A**, couche prismatique (myostracum ?) dans la nacre (n) d'inocérames. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 1150. **B**, couche lamellaire croisée de gastéropode. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2300. **C**, même spécimen que **B**, montrant la couche lamellaire croisée dans un autre plan de coupe. Les cristaux sont disjoints et la structure médiocrement conservée. Échelle : × 2300. **D**, couche prismatique (p) et nacre (n) dans un test d'ammonite. La disposition en piles des tablettes de nacre est conservée. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2000. **E**, la diagenèse masque la disposition des tablettes de nacre dans ce test d'ammonite. H_3PO_4 10 %, entre 7 et 25 s. Échelle : × 1530. **F**, couche prismatique subdivisée en deux zones par la diagenèse dans un test d'ammonite. Acide formique 1 %, 20 s. Échelle : × 2150.


n
A
B
C
p
n
D
E
F

placer d'éventuelles couches organiques initiales. La zonation se traduit par de légères différences de relief, comme dans les rostres aragonitiques de *Belopterina* ou certaines zones des rostres aragonitiques d'Aulacocerida.

La similitude de structure des zones aragonitiques de *Goniocamax* avec l'aragonite des rostres de Sepiida, actuels et fossiles, est remarquable. Tout aussi remarquable est la similitude des divers aspects des zones calcitiques de ces rostres avec ceux observés sur les rostres entièrement calcitiques. Le mécanisme qui a produit cette répartition aragonite-calcite et les aspects microstructuraux examinés n'est actuellement pas expliqué.

Variabilité de l'état de conservation

Un examen détaillé de la structure de la nacre des inocérames ou de la nacre et des couches prismatiques des ammonites montre que, dans un spécimen donné, la qualité de la conservation varie. Ce phénomène n'est pas caractéristique de ce site. Des observations similaires ont été réalisées, notamment chez les céphalopodes du Trias de Turquie (Dauphin & Cuif 1980), chez les mollusques du Callovien de Lukow (Dauphin & Denis 1990).

Degré de diagenèse de l'aragonite

La qualité de la conservation des microstructures dans les zones aragonitiques des rostres ne permet pas d'exclure une certaine diagenèse de cette aragonite. D'une part, la structure lamellaire croisée des gastéropodes est nettement altérée. D'autre part, les couches nacrées des bivalves et des ammonites associées ne sont pas intactes. La comparaison des couches prismatiques et de la nacre dans les ammonites de ce site tend à montrer que les couches prismatiques sont moins modifiées que les tablettes de nacre. Un phénomène identique a été observé sur les coquilles d'ammonites du Callovien de Lukow, en Pologne (Dauphin & Denis 1990), et de l'Albien de Bully, en France (Dauphin 1989). Les analyses de la composition des couches nacrées aragonitiques de ces ammonites ont mis en évidence que, malgré une bonne conservation de la microstructure, les teneurs en éléments mineurs pouvaient être largement modifiées (Dauphin 1989). Ainsi la nacre des ammonites du Jurassique de Madagascar est nettement enrichie en Sr par rapport au nautile actuel, celle de Bully étant au contraire appauvrie en Sr et enrichie en Mg.

L'existence de la diagenèse, même sur les couches aragonitiques, et sa variabilité à l'intérieur d'un même spécimen, ne sont pas sans conséquences sur les mesures isotopiques réalisées sur les divers mollusques de ce site. Elles expliquent au moins partiellement les différences observées entre les divers taxons.

Cependant, la microstructure demeure un critère primordial pour la compréhension de la diagenèse. Il est classiquement admis que la calcite à faible teneur en Mg est plus stable et moins soluble que l'aragonite. La calcite hautement magnésienne serait par contre moins stable que l'aragonite. Cependant, toutes les aragonites ne présentent pas la même réactivité à la dissolution. Walter (1985) a démontré expérimentalement que la rapidité de dissolution de l'aragonite dépendait très largement de sa structure : « *The results indicate that microstructural complexity can control the relative reactivities of carbonate grains and override differences in mineralogic stability. Aragonite grains having more complex microstructures can dissolve more rapidly than the reportedly less stable magnesian calcites.* »

Les différences observées dans l'état de conservation des couches nacrées des ammonites et des inocérames d'une part, et la couche lamellaire croisée des gastéropodes d'autre part, illustrent clairement que la seule minéralogie ne contrôle pas le comportement diagénétique des biocristaux. Un fait important allant également dans ce sens est la disparition des couches prismatiques calcitiques des inocérames, alors que la couche nacrée aragonitique, théoriquement moins stable, est présente.

Un autre facteur dont le rôle est encore loin d'être élucidé est l'abondance, la répartition et la composition de la matrice organique.

CONCLUSION

Que l'aragonite du rostre des *Goniocamax* ait subi ou non une diagenèse, son origine biogénique ne semble pas pouvoir être contestée. Ceci

remet en cause l'hypothèse de Jeletzky (1966) selon laquelle le rostre des bélemnites ne peut dériver des rostres d'Aulacocerida, le rostre des Sepiida de celui des Belemnitida, l'argument majeur étant la nature minéralogique de ces rostres. Comme *Belemnitella* et *Hibolithes*, *Goniocamax* est une « vraie » bélemnite. Toutes trois sont capables de mettre en place un rostre aragonitique (Sultanov *et al.* 1968). Il n'apparait donc plus nécessaire de créer de nouveaux taxons pour ces spécimens, attitude qui était la conséquence logique des propositions de Jeletzky (1966).

Enfin, ces rostres aragonitiques confirment les homologies des divers éléments coquilliers des coquilles internes et externes des céphalopodes telles qu'elles ont été proposées par Barskov (1972, 1973), et l'homogénéité de ce groupe.

Remerciements

Cette recherche a été financée par le programme INTAS n° 93-1494. Nous remercions pour la révision de ce manuscrit MM. J. W. M. Jagt et H. Bocherens.

RÉFÉRENCES

Bandel K., Engeser T. & Reitner J. 1984. — Die Embryonalentwicklung von *Hibolithes* (Belemnitida, Cephalopoda). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 167 (3): 275-303.

Bandel K. & Kulicki C. 1988. — *Belemnoteuthis polonica*: a belemnite with an aragonitic rostrum: 303-316, *in Cephalopods – Present and past*. Wiedmann & Kullmann, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Barskov I. S. 1972. — Microstructure of the skeletal layers of belemnites compared with external shell layers of other Mollusks. *Paleontological Journal* 4: 492-500.

— 1973. — Microstructure of the skeletal layers of *Sepia* and *Spirula* compared with the shell layers of other Molluscs. *Paleontological Journal* 3: 285-294.

Buchardt B. & Weiner S. 1981. — Diagenesis of aragonite from Upper Cretaceous ammonites: a geochemical case-study. *Sedimentology* 28: 423-438.

Christensen W. K. 1982. — Late Turonian-early Coniacian belemnites from western and central Europe. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 31: 63-79.

Dauphin Y. 1982. — Analyse microstructurale d'un *Aulacoceras* (Mollusca-Coleoïdea) juvénile du Trias de Turquie. *Paläontologische Zeitschrift* 56 (1-2): 53-75.

— 1984. — Microstructures des Céphalopodes. IV. Le « rostre » de *Belosepia* (Dibranchiata). *Paläontologische Zeitschrift* 58 (1-2): 99-117.

— 1985. — Microstructural studies on Cephalopod shells. V. The apical part of *Beloptera* (Dibranchiata, Tertiary). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 170 (3): 323-341.

— 1986a. — Microstructure des coquilles de Céphalopodes : la partie apicale de *Belopterina* (Coleoidea). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 8 (1) : 53-75.

— 1986b. — Microstructural studies on cephalopod shells. VII: the rostrum of *Vasseuria* (Dibranchiata). *Revue de Paléobiologie* 5 (1) : 47-56.

— 1988. — Diagenèse aragonite-calcite chez les Céphalopodes coléoïdes : exemples des rostres d'*Aulacoceras* (Trias de Turquie) et de *Belopterina* (Éocène de France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C 10 (2) : 107-135.

— 1989. — Rapports entre microstructure, composition chimique et diagenèse chez quelques ammonites mésozoïques. *Paläontologische Zeitschrift* 63 (3-4): 297-308.

Dauphin Y. & Cuif J. P. 1980. — Implications systématiques de l'analyse microstructurale des rostres de trois genres d'Aulacocéridés triasiques (Cephalopoda-Coleoidea). *Palaeontographica* A 169 (1-3): 28-50.

Dauphin Y. & Denis A. 1990. — Analyse microstructurale des tests de Mollusques du Callovien de Lukow (Pologne) – comparaison de l'état de conservation de quelques types structuraux majeurs. *Revue de Paléobiologie* 9 (1) : 27-36.

Engeser T. & Reitner J. 1981. — Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, „Solnhofener Plattenkalk") von Solnhofen und Eichstätt (Bayern). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 9: 527-545.

— 1983. — *Chitinobelus acifer* Fischer, 1981, ein Belemnoteuthide (Coleoidea) mit Epirostrum. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 165 (3): 496-501.

Ernst G. & Schulz M. G. 1974. — Stratigraphie und Fauna des Coniac und Santon im Schreibkreide-Richtprofil von Lägerdorf (Holstein). *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 43: 5-60.

Grandjean J., Grégoire C. & Lutts A. 1964. — On the mineral components and the remnants of organic structures in shells of fossil molluscs. *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, Cl. Sci., série 5, 50 : 526-595.

Jeletzky J. A. 1966. — Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea.

University of Kansas Paleontological Contributions, Mollusca 7: 1-162.

Land L. S. 1967. — Diagenesis of skeletal carbonates. *Journal of sedimentary Petrology* 37 (3): 914-930.

Makowski H. 1952. — La faune callovienne de Lukow en Pologne. *Palaeontologica Polonica* 4: 1-64.

Naydin D., Barskov I. S. & Kiyashko S. I. 1986. — Composition isotopique stable de l'oxygène et du carbone dans les rostres calcitiques et aragonitiques de bélemnites du Taymyr occidental. *Problèmes paléontologiques*, Université d'État d'Azerbaijan, Bakou : 57-64 [en russe].

— 1987. — Nature aragonitique et calcitique du rostre d'une bélemnite du Crétacé supérieur du Taymyr occidental : données sur la composition en isotopes stables de l'oxygène et du carbone. *Paleontological Journal* 3: 3-8 [en russe].

Reitner J. & Engeser T. 1982. — Phylogenetic trends in phragmocone-bearing coleoids (Belemnomorpha). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 164: 156-162.

Srivastava N. K. 1975. — Early diagenetic changes in recent molluscan shells. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 148 (3): 380-403.

Sultanov K. M., Akhundov Yu. A. & Khalifa-Zade I. M. 1968. — Some data on the mineralogical composition of recent and fossil invertebrates of Azerbaijan. *Azerbaijan University Uchennyye Zapiski*, sér. Geologia i Geografia 6: 3-10.

Teys R. V., Kiselevsky M. A. & Naydin D. P. 1978. — Oxygen and carbon isotopic composition of organogenic carbonates and concretions in the Late Cretaceous rocks of Northwestern Siberia. *Geochemistry International* 15 (1): 74-81.

Voss-Foucart M. F. & Grégoire C. 1971. — Biochemical composition and submicroscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids). *Bulletin de l'Institut royal de Sciences naturelles de Belgique*, 47 (41), 42 p.

Walter L. M. 1985. — Relative reactivity of skeletal carbonates during dissolution: implications for diagenesis: 3-16, *in Carbonate cements*. Schneidermann & Harris.

Soumis pour publication le 31 juillet 1996 ;
accepté le 10 novembre 1996.